Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. | 8 | 167—195 | München, 15. 12. 1968

Paranecrocarcinus libanoticus n. sp. (Decapoda) und die Entwicklung der Calappidae in der Kreide

Von Reinhard Förster[1])

Mit 9 Abbildungen und Tafel 13

Zusammenfassung

Aus dem Cenoman des Libanon wird ein neuer brachyurer Krebs, *Paranecrocarcinus libanoticus* n. sp., beschrieben. Anhand des Fundes wird die in der Kreide weltweit verbreitete Gattung *Necrocarcinus* diskutiert. Die zahlreichen in der Literatur unter diesem Namen geführten Arten werden 6 gut unterscheidbaren Gattungen zugeordnet. Es kann gezeigt werden, daß sich die Necrocarcininae nov. subfam. auf den oberjurassischen *Cyphonotus oxythyreiforme* (Gemmellaro) zurückführen lassen. Von dieser stammesgeschichtlich bisher zu Unrecht stark vernachlässigten Unterfamilie dürften sowohl Xanthidae als auch Portunidae abzuleiten sein.

Abstract

A new crab, *Paranecrocarcinus libanoticus n.* sp., is described from the Cenomanian fish-beds of the Lebanon. *Necrocarcinus*, a Cretaceous genus of world-wide distribution, is discussed, and the numerous species placed in this, are now included in 6 well defined genera. The phylogenetic position of *Necrocarcinus* is examined. It can be shown that these crabs are descendants of the Upper Jurassic Dynomenidean *Cyphonotus oxythyreiforme* (Gemmellaro). Furthermore, Xanthidae and Portunidae may be derived from the Necrocarcininae n. subfam., a hitherto phylogenetically neglected subfamily.

Vorwort

Unter den heute lebenden dekapoden Krebsen stellen die Brachyuren mit etwa 635 Gattungen mehr als die Hälfte der rund 1000 bekannten Gattungen. Vertreter dieser formenreichen Infraordnung sind zwar bereits seit dem Lias (*Eocarcinus* Withers) überliefert. Aber erst nach einer erfolgreichen Umkonstruktion des Innenskeletts und einer Konsolidierung der Organisation während der Zeit des Jura setzt in der Unterkreide eine erste große Entfaltungsperiode ein.

[1]) Dipl.-Geol. Dr. R. Förster, Institut für Paläontologie und histor. Geologie der Universität, 8 München 2, Richard-Wagner-Straße 10/II.

Gegenüber den konservativen Formen der reptanten Krebse mit einem walzenförmigen Körper, die die ursprüngliche Gliederung in Cephalothorax und langes, hinderliches Abdomen beibehielten, erreichten die Brachyuren mit einer schrittweisen Reduktion des Abdomen und der Entwicklung eines runden bis querovalen Cephalothorax eine fast als ideal anzusprechende Anpassung an eine rasch bewegliche Lebensweise.

Obwohl aus der Unterkreide ein relativ reiches Material bekannt wurde mit Vertretern fast der Hälfte der in der rezenten Fauna vorhandenen Familien, fehlt bisher eine zufriedenstellende Kenntnis der phylogenetischen Zusammenhänge. Eine einheitliche Bearbeitung der gesamten oberjurassischen und kretazischen Faunen aufgrund detaillierter morphologischer Untersuchungen und eingehender Vergleiche mit rezentem Material dürfte weiterführende Ergebnisse bringen. Insbesondere wäre eine Revision der von BELL und von CARTER beschriebenen Kreidefauna Englands nach modernen Gesichtspunkten notwendig, zumal Beschreibungen und viele der Abbildungen besonders kleiner Objekte zu einer Identifikation nicht ausreichen. Ansätze und Grundlagen lieferten bereits GLAESSNER (1933), BEURLEN (1933), PATRULIUS (1960, 1966) und WITHERS (1951) in einer Reihe von Arbeiten, die sich vorwiegend mit jurassischen Formen beschäftigten.

Mit diesem neuen Vertreter von *Paranecrocarcinus* erhöht sich die Zahl der bisher aus den cenomanen Plattenkalken des Libanon bekannt gewordenen Brachyuren auf 4 Gattungen: *Lophoraninella cretacea* (DAMES 1886), *Notopocorystes syriacus* WITHERS 1928, *Geryon hadjoulae* ROGER 1945 und *Paranecrocarcinus libanoticus* n. sp. Nur *L. cretacea* ist in mehreren Exemplaren überliefert, während es sich bei den 3 restlichen Formen um Einzelstücke handelt, wobei die Zuordnung von *G. hadjoulae* zu der Gattung *Geryon* sehr fraglich ist.

Für die Überlassung des Stückes danke ich Herrn Dr. K. W. BARTHEL, München, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie u. hist. Geologie. Den Herren Prof. Dr. ERBEN, Bonn, Prof. Dr. JAEGER, Berlin, Prof. Dr. LANTERNO, Genf und Dr. WEIDMANN, Lausanne, bin ich für die Ausleihe von Vergleichsmaterial zu Dank verpflichtet.

Einleitung

Der vorliegende Fund aus dem Cenoman des Libanon bedeutet eine wesentliche Ergänzung der Kenntnis der bisher nur in 3 Exemplaren überlieferten Gattung *Paranecrocarcinus.* VAN STRAELEN stellte 1936 die Gattung für einen aus dem Neokom Mittelfrankreichs stammenden Carapax auf, der in seiner Oberflächengliederung von allen bis dahin bekannten kretazischen Brachyuren abwich. Bisher wurde außer dem Holotyp kein weiteres Exemplar gefunden. In dem Dekapoden-Material des unteren Campan von New Jersey konnte ROBERTS 1962 eine zweite Art, *P. gamma,* nachweisen.

In der Wahl des Namens wies VAN STRAELEN auf die engeren verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Necrocarcinus* hin. Diese nach der Literatur vom oberen Alb bis ins Eozän vertretene Gattung ist mit zahlreichen Arten weltweit ver-

breitet. Die kurze und großzügig formulierte Diagnose BELL's und die starken Unterschiede in der Gliederung des Carapax bei den 3 von ihm unter diesem Gattungsnamen zusammengefaßten Arten (*N. labeschei, woodwardi, tricarinatus*) führten in der Folge zu einer Zuordnung sehr unterschiedlicher Formen. GLAESSNER registrierte im Fossilium Catalogus 13 Arten und 4 nicht näher definierte Reste. Inzwischen ist die Zahl auf 25 (+ 8) angestiegen, von denen bereits 3 in der Gattung *Cenomanocarcinus* VAN STRAELEN abgetrennt wurden. Von diesen insgesamt 33 Arten scheiden bei einem Vergleich mit dem vorliegenden Carapax 11 aus, da sie auf Scheren basieren. Sie werden in einem getrennten Kapitel behandelt. Die übrigen Carapax-Reste können auf 6 Gattungen aufgeteilt werden.

1. *Paranecrocarcinus hexagonalis* mit den Arten *P. gamma, graysonensis, libanoticus, moseleyi, scotti.*
2. *Necrocarcinus labeschei* mit den Arten *N. insignis, pierrense, rathbunae, texensis, senoniensis, woodwardi.*
3. *Cenomanocarcinus inflatus* mit den Arten *C. armatus, multituberculatus, oklahomensis, renfroe, vanstraeleni.*
4. *Orithopsis bonneyi, O. tricarinatus* und (?) *isericus.*
5. *Pseudonecrocarcinus quadriscissus*
6. *Protonecrocarcinus ovalis*
7. *N. bispinosus, N. hannae*
8. *N. glaber*
9. Necrocarciniden-Scheren

Familie Calappidae Alcock 1896

Unterfamilie Necrocarcininae n. subfam.

Allen in dieser Unterfamilie zusammengefaßten Gattungen sind eine gut ausgebildete Cervicalfurche und eine teils zwar schwache, jedoch stets vorhandene Branchiocardiacalfurche gemeinsam. Die Cervicalfurche endet dorsal in einem Paar submedian gelegener Cervicalgruben; sie quert Anterolateralrand und ventral umgeschlagene Seitenfläche, auf der sie sich nahe der Pleuralnaht mit der Branchiocardiacalfurche vereinigt. Der mediane Längswulst ist stärker gegliedert. Sie unterscheiden sich in diesen Merkmalen deutlich von den ab dem Alttertiär bekannten Gattungen *Calappa* und *Calappilia* und zeigen noch eine größere Übereinstimmung mit dem Dynomeniden *Cyphonotus* und mit den Pithonotiden.

1. Gattung *Paranecrocarcinus* VAN STRAELEN 1936

G e n o t y p u s : *P. hexagonalis* VAN STRAELEN 1936, Neokom, Frankreich

D i a g n o s e : Frontoorbitalrand über 1/2 Carapax-Breite. Meso/Protogastricalregion als flügelartiger Querwulst. Mediane Regionen gut gegliedert und voneinander abgesetzt. Epibranchialregion mit konischem, schräg angeordnetem

Buckel im inneren Drittel und einer kräftigen Tuberkel-Gruppe außen. Metabranchialregion mit Längscrista.

B e s c h r e i b u n g : Carapax subhexagonal, Frontoorbitalrand nur wenig breiter als halbe Carapax-Breite. Rostrum kurz, durch schwachen, sich nach hinten gabelnden Sulcus geteilt. Orbita nur wenig länger als hoch, extern begrenzt durch kräftigen Epiorbitaldorn. Supraorbitalrand mit 2 schwachen Fissuren. Anterolateralrand gezähnt bis bedornt, Posterolateralrand meist glatt; kräftiger Seitendorn. Breite, ausgeprägte Cardiacalfurche, Branchiocardiacalfurche nur median deutlicher in Erscheinung tretend. Gastricalregion als quer verlaufender Wulst entwickelt, Mesogastricalregion kaum oder nur schwach abgesetzt. Protogastricalregion mit kräftigem submedianen und schwächerem äußeren Tuberkel besetzt. Hepaticalregion mit kleiner Warze, hinter Epiorbitaldorn gelegen. Urogastricalregion mit medianem Höcker; gut abgesetzte Cardiacalregion, meist mit Höckerpaar versehen. Intestinalregion kurz, als trigonales, eingesenktes Feld mit 2 schwachen, gegen den Hinterrand divergierenden Leisten. Epibranchialregion innen mit massivem, konischem, schräg angeordnetem Höcker, in dessen Verlängerung auf der vorderen Branchialregion *(Bv)* ein schwacher Tuberkel liegt. Metabranchialregion mit einer leicht gekrümmten, meist nach hinten divergierenden Crista. Hinterrand seicht v-förmig eingebogen. Abdomen und Extremitäten unbekannt.

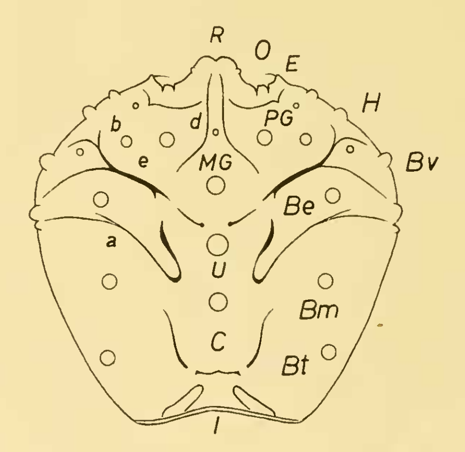


Abb. 1: Bezeichnung der Regionen und Furchen:
R Rostrum; *MG* Mesogastricalregion; *PG* Protogastricalregion; *H* Hepaticalregion; *U* Urogastricalregion; *C* Cardiacalregion; *I* Intestinalregion; *B* Branchialregion; *Bv* vordere Branchialregion; *Be* Epibranchialregion; *Bm* Mesobranchialregion; *Bt* Metabranchialregion; O Orbita; *E* Epiorbitaldorn; *e* Cervicalfurche; *a* Branchiocardiacalfurche; *d* Gastroorbitalfurche; *b* Antennalfurche.

Paranecrocarcinus libanoticus n. sp.

Taf. 13, Fig. 1

Derivatio nominis: nach dem im Libanon gelegenen Fundort.

Holotypus: schwach verdrückter, frontoorbital leicht zerstörter Carapax, auf Schichtoberfläche eines hellen Plattenkalks eingebettet; Bayer. Staatssammlung Paläont. hist. Geol. München, Inv. Nr. 1967 I 333.

Locus typicus: Hadjoula/Libanon.

Stratum typicum: Plattenkalke des Cenoman.

Maße: in mm Länge 11,8; Breite 13; Frontoorbitalrand 7;

Diagnose: Eine neue Art der Gattung *Paranecrocarcinus* ähnlich *P. hexagonalis* mit folgenden Unterschieden: Urogastricalregion deutlich hervortretend und gut abgesetzt von Cardiacalregion; auf beiden Regionen ein kräftiger Tuberkel. Urogastrical-Tuberkel stärker nach vorn verlagert, in einer Linie mit den Höckern der Epibranchialregion und dem Seitendorn gelegen. Die bei *P. hexagonalis* nur angedeuteten Längscristae der Metabranchialregion als deutliche Cristae entwickelt und nach hinten divergierend.

Beschreibung und Beziehungen: Carapax subhexagonal. Frontoorbitalrand und Vorderseitenrand sind schlecht erhalten und teilweise durch Verwitterungseinflüsse so zerstört, daß über Rostrum, Orbita und Dornenbildung am Außenrand keine Aussagen möglich sind. Medianer Sulcus des Rostrum nach hinten gegabelt und ab der Gabelung als tiefe, scharfe Linie ausgebildet, die nach wenigen Millimetern abrupt endet. Protogastricalregion als einheitlich gewölbter, flügelartiger Querwulst entwickelt, mit einem kräftigen, submedianen Höckerpaar und einem schwächeren äußeren Tuberkelpaar besetzt. Hepaticalregion glatt und als konkav eingesenktes Feld gegen den Carapaxrand geneigt. Trapezförmige Urogastricalregion mit einem kräftigen medianen Tuberkel, frontal durch Cervicalfurche (die wie üblich in einem submedianen Grubenpaar endet), gegen die Cardiacalregion durch eine breite Depression abgesetzt. Cardiacalregion gerundet rhomboedrisch mit 2 frontalen Tuberkeln. Intestinalregion kurz, als flach eingesenktes, dreieckiges Feld, auf dem 2 nur angedeutete Leisten von der Querdepression hinter der Cardiacalregion gegen den in einem flachen Winkel einspringenden Hinterrand divergieren. Branchialregion gegliedert durch einen schräg liegenden, in der Skulptur dominierenden Buckel im vorderen Drittel und einem Längswulst auf dem hinteren Teil, beide getrennt durch die nur als seichte Depression angelegte Branchiocardiacalfurche. Der kräftige Buckel ist mit 2 Tuberkeln besetzt. In seiner Verlängerung nach außen liegt ein kleinerer Höcker unmittelbar hinter der Gabelung Cervical/Antennalfurche auf der vorderen Branchialregion. Die Längscristae der Metabranchialregion werden vorn und hinten durch je einen flachen Knoten markiert. In einem leicht bogenförmigen Verlauf divergieren sie gegen die Ecke Hinterseiten/Hinterrand. Am Ansatz des Seitendorns ist auf der Epibranchialregion in der Ebene Urogastrical-Tuberkel/Epibranchialbuckel eine Tuberkel-Gruppe entwikkel; sie besteht aus 3 in einem Dreieck angeordneten Höckerchen.



Abb. 2: *Paranecrocarcinus libanoticus* n. sp. Gliederung des Carapax, Rekonstruktion.

P. libanoticus unterscheidet sich von der zum Vergleich vorliegenden Typusart *P. hexagonalis* vor allem durch das deutlich als Höcker hervortretende Urogastricalfeld mit seinem kräftigen Tuberkel. Bei *P. hexagonalis* (und *P. moseleyi)* hebt sich die Urogastricalregion kaum hervor, sondern erscheint vielmehr als flach eingesenktes Feld vor der sich wieder höckerartig aufwölbenden Cardiacalregion. Der Urogastricaltuberkel ist hier nur leicht angedeutet. Die Längscristae sind schwach entwickelt und divergieren weit weniger. Dem Höcker der Epibranchialregion fehlen die beiden Tuberkel.

Die größte Ähnlichkeit mit der Typusart hat *P. moseleyi* (Stenzel 1945), ein einzelner Carapax aus dem oberen Alb (Pawpaw shale) von Texas. Größter Unterschied ist der weniger stark entwickelte Höcker der Gastricalregion, möglicherweise bedingt durch die Erhaltung. Stenzel wies bereits auf eine vermittelnde Stellung zwischen *Necrocarcinus* und *Cenomanocarcinus* hin und betonte die nähere Verwandtschaft zu *P. graysonensis* (Rathbun 1935). Abweichend zu *P. graysonensis* ist die Umkehrung der Größenverhältnisse bei den Tuberkeln der Urogastricalregion; bei *P. moseleyi* liegt der größere hinten. Es fehlen auf der flachen Crista der Metabranchialregion bereits wie bei den beiden oberkretazischen Vertretern deutliche Tuberkel. Mit *P. graysonensis* ist *N. scotti* Stenzel identisch und als jüngeres Synonym aufzugeben. Beide Arten basieren auf je einem Carapaxbruchstück aus dem Denton-clay (ob. Alb) nördlich von Denison/Texas. Bei *N. scotti* erscheint wohl infolge der Erhaltung der äußere, kleinere Tuberkel der Epibranchialregion nur sehr undeutlich. Insgesamt gesehen stimmen beide Stücke weitgehend mit *P. libanoticus* überein, wenngleich die beiden Tuberkel der Epibranchialregion nicht die in der Skulptur dominierende Stellung wie beim Höcker von *P. libanoticus* erreichen. Außerdem ist die Mesogastricalregion vollständig durch Furchen abgesetzt, während die vom Sulcus des Rostrum ausgehenden Längsfurchen *(d)* bei *P. libanoticus* bereits vor den Höckern der Protogastricalregion verschwinden. Der Höcker der Cardiacalregion weist zwar die Tendenz einer Verbreiterung auf, ohne jedoch in 2 frontal gelegene Tuberkel

aufgeteilt zu sein. Die Ausbildung der Skulptur des Cardiacalfeldes hat allerdings keinen taxionomisch bedeutsamen Wert. An dem vorliegenden Material von *N. labeschei* aus dem Gault von Folkestone zum Beispiel sind beide Möglichkeiten verwirklicht: einfacher, kräftiger medianer Höcker oder aber ein in 2, seltener in 3 kleinere Tuberkel aufgelöster Höcker, dann meist gekoppelt mit einer Reduktion des vordersten, medianen Tuberkel der Mesogastricalregion. Möglicherweise sind diese Unterschiede in der Skulptur als Zeichen eines Sexualdimorphismus zu werten. Jüngster bisher bekannter Vertreter ist *P. gamma* ROBERTS 1962 aus dem unteren Campan von New Jersey. Hier ist nicht nur der Anterolateral- sondern auch der Posterolateralrand mit 3 kräftigen Dornen versehen, gegenüber nur 1 Dorn auf dem Hinterseitenrand bei *P. hexagonalis.* In der Ausbildung von 2 kräftigen Tuberkeln auf der Crista der Metabranchialregion nimmt *P. graysonensis* eine vermittelnde Stellung zur Gattung *Necrocarcinus* ein.

Vorkommen: Barrême — unt. Campan

P. hexagonalis VAN STRAELEN 1936, Neokom (nach der Matrix Sandstein des ob. Barrême/Apt), Yonne/Mittelfrankreich. (Taf. 13, Fig. 2)

P. graysonensis (RATHBUN 1935), synonym *N. scotti* STENZEL 1945, ob. Alb (Denton clay), Texas.

P. moseleyi (STENZEL 1945), ob. Alb (Pawpaw shale), Texas.

P. libanoticus n. sp., Cenoman, Hadjoula/Libanon.

P. gamma ROBERTS 1962, unt. Campan (Merchantville formation), New Jersey.

2. Gattung *Necrocarcinus* BELL 1863

G e n o t y p u s : *N. labeschei* (DESLONGCHAMPS 1835), Cenoman, Nordfrankreich. (Taf. 13, Fig. 7—8)

D i a g n o s e : Stark gewölbter Carapax, länger als breit; Frontoorbitalrand unter $^1/_2$ Carapax-Breite. Medianer Längswulst (Gastrical/Urogastrical/Cardiacalregion) wenig gegliedert. Regionen mit kräftigen Einzeldornen, ohne deutliche Cristae.

B e s c h r e i b u n g : Carapax gerundet subhexagonal, länger als breit. Oberfläche stark gewölbt, im Querschnitt mehr als im Längsschnitt. Rostrum kurz, abwärts geneigt; durch schwachen, sich nach hinten gabelnden und die Gastricalregion einrahmenden Sulcus geteilt. Eng gestellte Orbita, nur wenig länger als hoch; extern begrenzt durch Epiorbitaldorn. Supraorbitalrand mit 2 Fissuren. Anterolateralrand gezähnelt, kräftiger Seitendorn, Posterolateralrand teils glatt, teils mit starken Dornen. Ausgeprägte Cervicalfurche, median in Cervicalgruben endend; lateral geteilt in 2 Äste, wobei der schwächere hintere Ast einen mit 1 Tuberkel besetzten Teil der Branchialregion *(Bv)* abtrennt. Branchiocardiacalfurche nur median tief entwickelt, auf Branchialregion als gekerbtes Band markiert. Mesogastricalregion mit 2 medianen Tuberkeln, der hintere als Höcker stets dominierend. Protogastricalregion mit 4 in einer quer verlaufenden Reihe angeordneten Tuberkeln; Fortsetzung der Reihe durch das Höcker-

chen der vorderen Branchialregion. Hepaticalregion mit einer kleinen, hinter dem Epiorbitaldorn gelegenen Warze. Meso/Urogastrical/Cardiacalregion als schwach gegliederter durchgehender Längswulst. Urogastricalregion mit 1, Cardiacalregion häufig mit mehreren Höckern. Intestinalregion kurz, dreiecksförmiges, leicht eingesenktes Feld mit 2 flachen, gegen den Hinterrand divergierenden, randlichen Leisten. Epi/Meso/Metabranchialregion mit je einem kräftigen Hökker, in einer Längsreihe liegend. Äußere Epibranchialregion in Höhe des Seitendorns häufig mit 3 Tuberkeln, in Dreiecksform gruppiert.

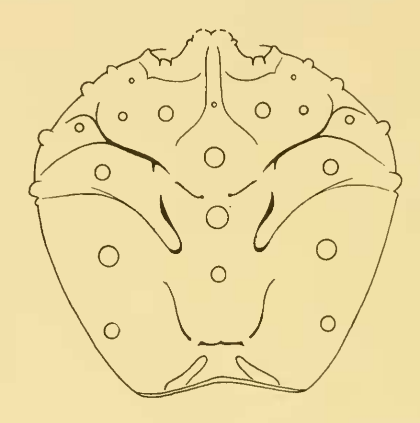


Abb. 3: *Necrocarcinus labeschei* (DESLONGCHAMPS 1835)

Scheren mit gedrungener, dicker Palma, sich distal gegen die Dactylus-Gelenkung verbreiternd; proximal an der Carpus-Gelenkung stark eingeschnürt. Index außergewöhnlich kurz, nach außen leicht abstehend. Dactylus mehr als doppelt so groß. Skulptur aus gröberen Warzen. Abdomen unbekannt.

Bei den vom oberen Alb bis ins Dan reichenden Vertretern dieser Gattung handelt es sich um eine sehr homogene Reihe mit nur geringen Änderungen in der Skulptur. Während die älteste Form, *N. texensis* RATHBUN aus dem oberen Alb von Texas eine vermittelnde Stellung zu *Paranecrocarcinus* und O. *tricarinatus* BELL einnimmt, leitet *N. insignis* mit der Ausbildung kräftiger Seitendornen über zur eozänen Gattung *Campylostoma* BELL. Bei *N. texensis* sind zwischen den Höckern der Meso- und Metabranchialregion deutliche Cristae ausgebildet. Der externe Tuberkel der Epibranchialregion ist ungewöhnlich weit gegen den Epibranchialhöcker einwärts gerückt. *N. pierrense* scheint ebenfalls eine Metabranchial-Crista besessen zu haben; Text und Abbildung sind für weitergehende Schlüsse zu ungenügend. Bei der jüngsten Art, *N. insignis* aus dem skandinavischen Dan und den mit dieser Art identischen, von SEGERBERG irrtümlich als *N. senonensis* gedeuteten Carapax-Resten (1900 : 25, Taf. 3, Fig. 2, 3, 5) sind der Seitendorn, und in ganz erheblichem Maße ein etwa in der Mitte des Posterolateralrandes gelegener Dorn als lange Stacheln ausgebildet, wie sie für *Campylostoma* charakteristisch sind.

Vorkommen: ob. Apt — Dan.
N. texensis RATHBUN 1935, ob. Alb (Denton clay), Texas.
N. labeschei (DESLONGCHAMPS 1835), ob. Apt- unt. Cenoman, Nordfrankreich, Südengland.
N. woodwardi BELL 1863, ob. Alb — unt. Cenoman Nordfrankreich/Südengland.
N. senoniensis SCHLÜTER 1868, Santon — ob. Campan, Norddeutschland (Taf. 13, Fig. 4)
N. rathbunae ROBERTS 1962, unt. Campan, New Jersey, Delaware
N. pierrense (RATHBUN 1917), höheres Senon, Dakota
N. insignis SEGERBERG 1900, Dan, Südschweden/Dänemark

3. Gattung *Cenomanocarcinus* VAN STRAELEN 1936

Genotypus: *C. inflatus* (MILNE-EDWARDS 1886), Cenoman, Nordfrankreich.

Diagnose: Carapax breiter als lang. Frontoorbitalrand unter $^1/_2$ Carapaxbreite. Insgesamt 3 Längscristae, davon eine median und je eine über die gesamte Branchialregion, hinten durch Tuberkelreihe verbunden. Cristae besetzt mit zahlreichen Tuberkeln. Querverlaufende Tuberkel-Reihen auf Gastricalregion und als Verbindung von Branchialcrista und Seitendorn.

Beschreibung: Carapax breiter als lang, nach hinten trapezförmig verjüngt, größte Breite in der vorderen Hälfte in Höhe des Seitendorns. Oberfläche nur schwach gewölbt. Kurzes Rostrum mit seitlichen Zähnen, von medianem Sulcus leicht eingedellt. Breite Orbita, länger als hoch mit schwachem Epiorbitaldorn; Supraorbitalrand mit 2 Fissuren. Frontoorbitalrand kürzer als halbe Carapax-Breite. Anterolateralrand mit kräftigen Dornen, Posterolateralrand meist nur mit Tuberkeln, starker Seitendorn. Cervicalfurche nur in den submedianen Cervicalgruben markant, extern lediglich als flache Depression, aufgeteilt in 2 Äste. Branchiocardiacalfurche ebenfalls nur median tiefer entwickelt, auf der Branchialregion als undeutliches, gekerbtes Band. Gastricalregion besetzt von 4 in einer Linie angeordneten Tuberkeln, die zusammen mit den je 3 schwächeren Höckerchen der vorderen Branchialregion eine charakteristische Querreihe bilden. Eine ± parallele kürzere Reihe verbindet das vordere Ende der Längscrista der Branchialregion mit dem Seitendorn. Branchialcrista von Cervicalfurche bis fast zum Hinterrand durchlaufend; schmal, mit 7—10 Tuberkelchen besetzt. Medianer Längswulst von Mesogastricalregion bis zum Hinterrand, nur zwischen Urogastrical- und Cardiacalregion deutlich unterbrochen, versehen mit mehr als 10 Tuberkeln. Hintere Enden der 3 Längscristae verbunden durch ± parallel zum Hinterrand verlaufende Reihe schwächerer Warzen, ein Äquivalent der Leisten der Intestinalregion bei den übrigen Necrocarcininae.

Scheren mit schlankerer Palma als *Necrocarcinus*, sich ebenfalls gegen den Index leicht verbreiternd. Index so lang wie Palma, stärker nach außen abstehend. Dactylus nur wenig länger, beide gleichsinnig nach außen gekrümmt (siehe



Abb. 4: *Cenomanocarcinus vanstraeleni* STENZEL 1945

STENZEL 1945, Taf. 44, Fig. 6). Abdomensegmente mit kräftiger Skulptur; gegliedert durch 3 Längsreihen von Dornen, medianer Dorn am stärksten.

Die 3 markanten, mit zahlreichen Tuberkeln besetzten Längscristae veranlaßten bereits VAN STRAELEN 1936 zur Abtrennung als selbständige Gattung. STENZEL konnte anhand des reichen Materials von *C. vanstraeleni* STENZEL überzeugend darlegen, daß es sich bei *Raninella* (?) *armata* RATHBUN (1935 : 50, Taf. 11, Fig. 32—33) aus dem oberen Alb von Texas um den Abdomen-Rest eines Vertreters von *Cenomanocarcinus* handelt. Aus einem etwas höheren Horizont (Pawpaw shale gegenüber Denton clay) der gleichen Gegend (Tarrant County) machte STENZEL 1945 unter *N. renfroe* eine Art bekannt, die eine vermittelnde Stellung zwischen *Cenomanocarcinus* und *Orithopsis tricarinatus* einnimmt: eine mediane Längscrista erstreckt sich von der Gastricalregion bis zum Hinterrand. Die Anordnung der kleinen Tuberkel darauf entspricht den Verhältnissen bei *O. tricarinatus*. Mesogastricalregion mit einem schwachen vorderen und einem kräftigen hinteren Tuberkel, Urogastricalregion mit einem zweigeteilten Höcker; Cardiacalregion bereits stark verschmälert, hinter einem kräftigen Doppeltuberkel folgen mehrere schwächere. Von der Cardiacalregion zieht wie bei *Cenomanocarcinus* eine nur angedeutete Leiste zum Vorderende der Metabranchialcrista. Gegenüber dem etwa gleichaltrigen *C. oklahomensis* RATHBUN sind die Tuberkel weit weniger markant, besonders in der querverlaufenden Reihe vor der Cervicalfurche. Die schlankere Carapax-Form — zu einem nicht unbeträchtlichen Teil bedingt durch die Erhaltung — mögen STENZEL zur Zuordnung zu *Necrocarcinus* bewogen haben. Als jüngster Vertreter dürften hier die beiden unter *Campylostoma pierrence multituberculatus* JOLEAUD & HSU (1935 : 107, Abb. 10) beschriebenen Reste aus dem Senon von Niger anzuschließen sein. Von *N. pierrense* unterscheidet sich die afrikanische Art durch seine 3, für *Cenomanocarcinus* charakteristischen durchgehenden Längscristae. Aus dem Cenoman von Jerusalem erwähnen REMY & AVNIMELECH unter *C.* cf. *vanstraeleni* einen Rest, ohne ihn näher zu beschreiben.

Vorkommen: ob. Alb — Senon
C. oklahomensis (RATHBUN 1935), ob. Alb, Oklahoma
C. armatus (RATHBUN 1935), ob. Alb (Denton clay), Texas
C. renfroe (STENZEL 1945), ob. Alb (Pawpaw shale), Texas

C. vanstraeleni STENZEL 1945, Cenoman (Woodbine form.), unt. Turon (Britton formation), Texas
C. inflatus (MILNE-EDWARDS 1886), ob. Cenoman, Turon, Nordfrankreich
C. cf. *vanstraeleni* in REMY & AVNIMELECH 1955, Cenoman, Israel
C. multituberculatus (JOLEAUD & HSU 1935), Senon, Niger/Afrika

4. Gattung *Orithopsis* CARTER 1872

Genotypus: *O. tricarinatus* BELL 1863, ob. Greensand, Südengland.

Diagnose: Carapax breiter als lang, nach hinten sich stärker verschmälernd; Supraorbitalrand stark gegliedert. Frontoorbitalrand breiter als 1/2 Carapax-Breite. Anterolateralrand mit kräftigen Dornen. Cervicalfurche lateral in 2 fast gleich tiefe Äste spaltend. Durchgehende mediane Längscrista; Epibranchialregion mit vorwärtsgeschwungenem, bogenartig verlaufendem Wulst; Metabranchialregion mit Längscrista.

Beschreibung: Carapax breiter als lang, größte Breite in der vorderen Hälfte in Höhe des Seitendorns, nach hinten trapezförmig verjüngt. Rostrum zweilappig. Große Orbita mit kräftigem Epiorbitaldorn. Fissuren des Supraorbitalrandes als tiefe Einschnitte ausgebildet. Anterolateralrand mit 3 kräftigen Dornen, die sich als flache Wülste tief in Hepatical- und vordere Branchialregion hinein fortsetzen. Posterolateralränder glatt, trapezförmig gegen den Hinterrand konvergierend. Cervicalfurche lateral in 2 annähernd gleich tiefe Äste aufspaltend. Branchiocardiacalfurche median ausgeprägt, nur auf dem inneren Drittel der Branchialregion als gekerbtes Band entwickelt. Protogastricalregion mit 2 Tuberkeln. Schwach abgesetztes, dreieckiges Mesogastricalfeld mit medianer Längscrista, die bis zum Hinterrand durchläuft; nur zwischen Urogastrical- und Cardiacalregion durch eine seichte Depression leicht unterbrochen. Crista besetzt mit schwachen Tuberkeln: 2 auf der Mesogastrical-, 2 auf der Urogastrical- und meist 3 auf der Cardiacalregion; letztere nicht selten auch mit submedianem Tuberkelpaar, wohl als Geschlechtsdimorphismus deutbar. Intestinalregion als außerordentlich kurze Depression. Epibranchialregion mit vorwärtsgeschwungenem, bogenartigem Wulst als Verbindung zwischen der breit ausgezogenen Urogastricalregion und dem kräftigen Seitendorn; versehen mit einem Tuberkel. Metabranchialregion mit einwärts gekrümmter Längscrista, als Verbindung von 3 Tuberkeln.

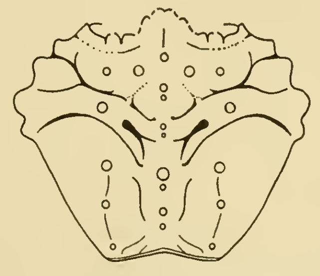


Abb. 5: *Orithopsis tricarinatus* (BELL 1863)

O. *bonneyi* Carter unterscheidet sich von O. *tricarinatus* nur geringfügig; nach Carter's Beschreibung und Abbildung scheinen vor allem die mediane Längscrista und die Tuberkel kräftiger ausgebildet, und der Frontoorbitalrand stärker gegliedert zu sein. Wahrscheinlich handelt es sich nur um Reste von O. *tricarinatus*[1]).

Hier anzuschließen ist möglicherweise *N. isericus* Fritsch aus dem Turon Böhmens. Die Abbildungen bei Fritsch und die schematische Zeichnung bei Glaessner (1929, Taf. 10, Fig. 7) zeigen eine zwar in der Intensität reduzierte, in der Ausbildung der Depressionen und Regionen jedoch verhältnismäßig gut mit O. *tricarinatus* übereinstimmende Gliederung des Carapax.

Orithopsis steht in der Anlage der medianen Crista und der Metabranchialcrista und in der Anordnung der Tuberkel vermittelnd zwischen den Gattungen *Paranecrocarcinus* und *Cenomanocarcinus*. Gleichzeitig weist O. *tricarinatus* eine Reihe gemeinsamer Merkmale mit *Xanthosia fischeri* (Milne-Edwards 1863) und mit dem dieser Art sehr benachbarten *Etyus martini* Mantell 1844 auf. Übereinstimmung herrscht in der Gestaltung der medianen Regionen, während es auf den äußeren Regionen infolge des größeren Breitenwachstums dieser beiden Arten zu einer stärkeren Differenzierung kam. Die Tuberkel der Protogastricalregion sind zu Höckern umgestaltet, der äußere zu einem transversalen Wulst gestreckt. Der auf der Epibranchialregion zum Seitendorn bogenartig angelegte Wulst löst sich in 2 Cristae auf. Der Posterolateralrand konvergiert infolge einer erheblichen Reduktion von Meso/Metabranchialregion sehr stark. Die beiden Gattungen dürften schon früh von einer gemeinsamen Organisationsstufe abgezweigt sein.

Vorkommen: ob. Apt — Turon

O. *tricarinatus* (Bell 1863), ob. Apt — unt. Cenoman, Südengland, Nordspanien

O. *bonneyi* Carter 1872, ob. Apt, unt. Cenoman, Südengland

O. *isericus* (Fritsch & Kafka 1887), Turon, Böhmen.

5. Gattung *Protonecrocarcinus* n. gen.

Genotypus: *P. ovalis* (Stenzel 1945), Turon (Eagle Ford group), Texas

Diagnose: Carapax elliptisch, breiter als lang. Frontoorbitalrand größer 1/2 Carapax-Breite. Anterolateralrand mit dornenartigen, breiten Fortsätzen. Gastricalregion als flügelartiger Querwulst, jedoch mit abgesetztem Mesogastrical-Höcker. Mediane Regionen gegliedert und voneinander getrennt. Epibranchialregion innen mit schräg gestelltem Buckel, extern mit kräftiger Tuberkelgruppe. Metabranchialregion nahezu ungegliedert und einheitlich gewölbt.

Beschreibung: *N. ovalis,* die einzige bisher bekannte Art, wurde bereits von Stenzel nur mit Vorbehalten zu *Necrocarcinus* gestellt. Gewisse Über-

[1]) Nach Drucklegung des Manuskripts bestätigte Dr. C. W. Wright in einer brieflichen Mitteilung diese Vermutung. Im Rahmen einer Revision der Brachyuren der englischen Kreide konnte er feststellen, daß die als O. *bonneyi* beschriebenen Stücke lediglich ungenügend präparierte Reste von O. *tricarinatus* sind.

einstimmungen in der Skulptur mit *N. graysonensis* bewogen ihn zu dieser Zuordnung, wobei er die Sonderstellung ausdrücklich betonte. Tatsächlich sind bei dieser, leider nur mit einem einzigen Carapax belegten Art aus dem Turon von Texas alle den 4 Gattungen *Necrocarcinus, Paranecrocarcinus, Cenomanocarcinus* und *Orithopsis* gemeinsamen Tuberkel, Höcker und Furchen vorhanden. Zugleich weist *P. ovalis* im Umriß und in der allgemeinen Gliederung auf einen relativ wenig bekannten Dynomeniden hin, auf die Gattung *Cyphonotus.*

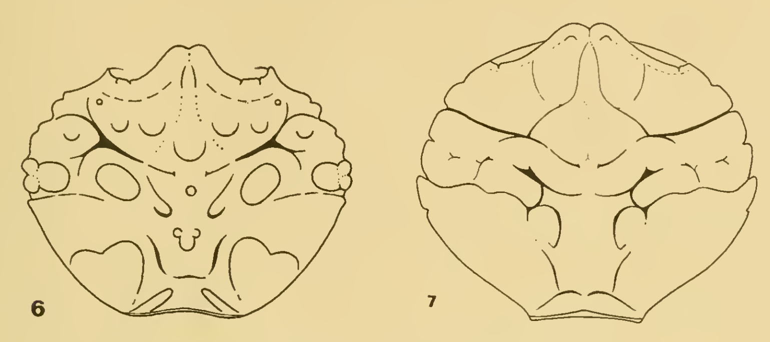


Abb. 6: *Protonecrocarcinus ovalis* (STENZEL 1945)
Abb. 7: *Cyphonotus oxythyreiforme* (GEMMELLARO 1870)

Cyphonotus BELL 1863 mit der Typusart *C. incertus* BELL ist in wenigen Arten und Exemplaren vom Tithon bis ins Cenoman überliefert. Neben dem in der Tethys weit verbreiteten *C. oxythyreiforme* (GEMMELLARO 1870) und dem nach GLAESSNER (1933: 183) mit dieser Art identischen *C. transitorius* REMEŠ aus dem Tithon Europas sind hier folgende Formen anzuschließen:

Palaeodromites octodentatus MILNE-EDWARDS 1865, VALENDIS/HAUTERIVE, YONNE
Cyclothyreus autissiodorensis VAN STRAELEN 1936, Hauterive, Yonne
Pithonoton renevieri TRIBOLET 1876, unt. Urgon, Schweizer Jura
Cyphonotus incertus BELL 1863, unt. Alb-Cenoman, NW-Europa, Nordspanien
Distefania himeraensis CHECCHIA-RISPOLI 1917, Cenoman, Sizilien

Distefania centrosa VAN STRAELEN 1940 aus dem Cenoman von Navarra ist identisch mit der Typusart; der Gattungsname *Distefania* ist damit als jüngeres Synonym zu *Cyphonotus* aufzugeben. Das Original zu *P. renevieri*, ein schlecht erhaltenes Carapax-Bruchstück, lag zum Vergleich vor; es ist nach den vorhandenen Furchen am besten bei *Cyphonotus* einzuordnen. Wahrscheinlich gehört auch *Cyclothyreus* (?) *sergipensis* BEURLEN aus dem Alb NE-Brasiliens hierher.

Die bei *Cyphonotus* noch zum Carapax-Rand durchgehende Branchiocardiacalfurche ist bei *P. ovalis* bereits weitgehend reduziert. Im ovalen Umriß, in der Ausbildung der Zähne des Carapax-Randes und in der Lage der Orbiten herrscht eine vorzügliche Übereinstimmung. Selbst die äußere Fissur des Supraorbitalrandes ist bei *C. oxythyreiforme* bereits angedeutet. Dagegen besteht die Skulptur bei *Cyphonotus* überwiegend aus einer einheitlichen feinen Granulation. Mit einer ersten Anlage größerer Tuberkel auf Gastrical- und Cardiacalregion leitet *C. autissiodorensis* zu der in Tuberkel und Höcker differenzierteren Gliederung

bei *P. ovalis* über. Andererseits wird die enge Verwandtschaft mit den Necrocarcininae durch die Existenz eines Querwulstes auf der Gastricalregion, den Tuberkel der vorderen Branchialregion, den Höcker und die Tuberkel-Dreiergruppe auf der Epibranchialregion, den Mesogastrical- und Cardiacal-Höcker und eine beginnende Differenzierung der Metabranchialregion dokumentiert.

Vorkommen: *P. ovalis* (Stenzel 1945), Turon (Eagle Ford group), Texas.

6. Gattung *Pseudonecrocarcinus* n. gen.

Genotypus: *P. quadriscissus* (Noetling 1881), mittl. Maastricht/Maastricht. (Taf. 13, Fig. 3)

Diagnose: Carapax breiter als lang, Frontoorbitalrand etwa 1/2 Carapax-Breite. Meso/Protogastricalregion als flügelartiger Querwulst. Mediane Regionen wenig gegeneinander abgesetzt. Epibranchialregion innen mit Buckel, außen Tuberkelgruppe; Metabranchialregion mit schwacher Längscrista. Skulptur aus Gruppen kleinerer Tuberkel, in der Anordnung unregelmäßig. Sulcus des Rostrum mit 2 charakteristischen Grübchen. Tief eingeschnittenes, winkelförmiges Grübchen als seitliche Begrenzung der Urogastricalregion.

Beschreibung: *P. quadriscissus* zeigt in Umriß, Oberflächengliederung und Skulptur größere Abweichungen von den bisher besprochenen Gattungen, wenngleich die den Necrocarcininae eigentümlichen Grundelemente vorhanden sind. Vor der Cervicalfurche bilden Meso- und Protogastricalregion einen zusammenhängenden flügelartigen Querwulst, wobei die Grenzen der ursprünglich durch die seichte Gastroorbital-Furche abgetrennten Mesogastricalregion noch schemenhaft durchscheinen. Lateral zweigt von der Cervicalfurche außer der vorwärtsgerichteten Antennalfurche ein schwächerer hinterer Ast ab; er trennt die wie üblich mit einem stärkeren Tuberkel besetzte vordere Branchialregion ab. Die Branchiocardiacalfurche hat den gleichen geschwungenen Verlauf wie bei *Cyphonotus*. Die Urogastricalregion wird seitlich durch ein außergewöhnlich tief eingeschnittenes, winkelförmiges Grübchen begrenzt. Ein zweites charakteristisches Grübchenpaar liegt in der Fortsetzung des Rostrum-Sulcus, als Umbildung der Gastroorbitalfurche deutbar. Seitlich davon ist ein 3. schwaches Grübchenpaar entwickelt. Die medianen Regionen sind nur geringfügig voneinander abgesetzt. Cardiacal- und Intestinalregion trennt eine seichte Querdepression. Von ihr aus laufen wie bei allen Necrocarcininae und bei *Cyphonotus* 2 schwache, nach hinten divergierende Leisten gegen den in einem flachen Winkel einspringenden Hinterrand. 3 aus zahlreichen Wärzchen zusammengesetzte Tuberkel-Gruppen bilden auf der Branchialregion einen Längswulst. Eine weitere Tuberkel-Gruppe auf der äußeren Epibranchialregion entspricht dem verbindenden Tuberkel bei *N. texensis*, der Tuberkel-Gruppe bei *Protonecrocarcinus* und *Paranecrocarcinus* und dem bogenartigen Querwulst bei *Orithopsis* und *Cenomanocarcinus*. Die besten Übereinstimmungen bestehen mit *N. texensis*, nur daß an Stelle kräftiger Einzeldornen viele kleine Tuberkelchen angelegt wurden.

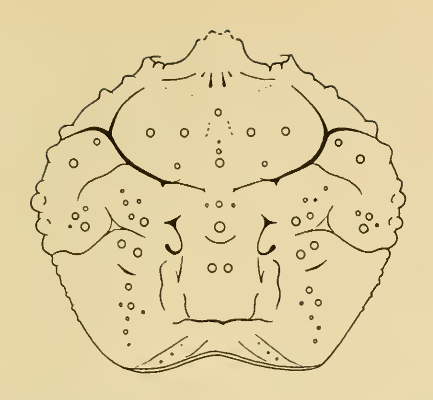


Abb. 8: *Pseudonecrocarcinus quadriscissus* (NOETLING 1881)

Identisch mit *P. quadriscissus* ist ein ebenfalls aus dem mittleren Maastricht der Limbourger Gegend stammender, von FORIR 1889 als *Dromiopsis ubaghsi* beschriebener Carapax. Die Abbildung bei NOETLING ist wenig treffend; wesentlich besser sind die Verhältnisse bei FORIR wiedergegeben, besonders in dessen ausgezeichneter Beschreibung. GLAESSNER stellte daher im Fossilium Catalogus *D. ubaghsi* mit Recht zu den Calappiden.

Vorkommen: *P. quadriscissus* (NOETLING 1881), synonym *D. ubaghsi* FORIR, mittl. Maastricht/Maastricht.

7. Tertiäre Necrocarcininae und unbestimmbare Reste

Die bisher auf das Original-Exemplar beschränkt gebliebene Art *N. bispinosus* SEGERBERG 1900 aus dem Dan Südschwedens weicht zu stark von den kretazischen Necrocarcininae ab, um sie einer der besprochenen Gattungen zuweisen zu können. Die kurze Beschreibung SEGERBERG's, die undeutliche Abbildung und der schlechte Erhaltungszustand machen eine Zuordnung schwierig. Im Fehlen einer deutlichen Cervicalfurche, in der Ausbildung langer Dornen auf den Seitenrändern, in der einheitlich feinen Granulation und in der durchgehenden Anlage von Mesogastrical/Urogastrical/Cardiacalregion, die im wesentlichen nur durch das für die Necrocarcininae charakteristische v-förmig angeordnete Cervicalgruben-Paar unterbrochen wird, entspricht *N. bispinosus* auffallend der im Eozän Englands verbreiteten *Campylostoma mutatiforme* BELL. Zu dieser Gattung rechnete RATHBUN 1917 bereits 2 Reste aus dem Senon (Pierre shale) von Dakota unter dem Namen *C. pierrense*. 1935 stellte sie sie zusammen mit neuen Funden aus dem unteren Campan von New Jersey zur Gattung *Necrocarcinus*. ROBERTS erkannte anhand besseren Materials, daß es sich bei den Exemplaren aus New Jersey um eine selbständige Art handelt und trennte sie als *N. rathbunae* ab. Während *N. rathbunae* in allen Merkmalen ein typischer Vertreter der Gattung *Necrocarcinus* ist, nimmt *N. pierrense* infolge einer etwas abweichenden

Skulptur (s. S. 174) eine gewisse Sonderstellung innerhalb der Gattung *Necrocarcinus* ein.

Zur engsten Verwandtschaft von *Campylostoma* zählt zweifellos *Camarocarcinus arnesoni* HOLLAND & CVANCARA 1958 aus dem Eozän von Dakota. Die beiden Autoren sprachen die Art irrtümlich als Raniniden an. Während bei *Campylostoma* noch die für *Necrocarcinus* typischen Höcker andeutungsweise erscheinen, sind Höcker und Tuberkel bei *Camarocarcinus* vollkommen reduziert. Die Carapax-Oberfläche ist einheitlich fein granuliert. Die Carapax-Seitenränder sind mit 4 Dornenpaaren besetzt, die in ihrer Lage und im Größenverhältnis zueinander vollkommen den Seitendornen bei *Campylostoma* entsprechen. *Campylostoma* und *Camarocarcinus* sind über *C. bispinosa* von *N. insignis* oder einer nahestehenden Art der Gattung *Necrocarcinus* abzuleiten.

Noch eine weitere als *Necrocarcinus* gedeutete Art aus dem Eozän Nordamerikas gehört wohl als selbständige Gattung hierher. Die von RATHBUN nur mit Vorbehalten bei *Necrocarcinus* eingereihte Art *N. hannae* aus dem Eozän Californiens zeigt gewisse Ähnlichkeiten mit *Campylostoma:* schwach entwikkelte Cervicalfurche; Urogastrical/Cardiacalregion als einheitlicher Längswulst bis zum Hinterrand durchgehend; vor der Cervicalfurche eine querverlaufende Reihe von 7 Tuberkeln. Dagegen ist die randliche Lage der Längscrista auf der Metabranchialregion ganz ungewöhnlich und abweichend. Das bisher bekannt gewordene Material von *N. hannae* ist für eine Zuordnung unzureichend und müßte neu untersucht werden.

Unbestimmbar bleiben die von RATHBUN (1935: 46, Taf. 11, Fig. 31, Taf. 13, Fig. 6) als *Necrocarcinus* sp. gedeuteten Reste aus dem oberen Alb von Texas. Sie besitzen in der groben Skulptur einige Ähnlichkeit mit *Astacodes davisi* STENZEL 1945. Ebenso zu fragmentär sind die beiden von STOLICZKA 1873 zu *Necrocarcinus* gestellten Bruchstücke aus der oberen Kreide Indiens.

8. Irrtümlich zu *Necrocarcinus* gestellte Arten

Sicherlich auszuscheiden ist der bei FRITSCH (1887: Taf. 10, Fig. 12) als *N. avicularis* abgebildete Carapax-Rest aus dem Cenoman Böhmens, im Text als *(Cancer ?) modestus* angeführt. Er weist in der geringen Oberflächengliederung, der starken Reduktion der Furchen und einer gleichmäßigen, groben Warzenskulptur weitgehende Übereinstimmungen mit der Gattung *Graptocarcinus* *(G. muiri* STENZEL 1944, ob. Alb/Mexiko; *G. texanus* ROEMER 1887, Cenoman/Texas) auf. Hier anzuschließen ist auch *Cyphonotus integrimarginatus* WRIGHT 1950 aus dem Cenoman Südenglands. Umriß und Skulptur, die einander sehr genäherten Orbiten und die reduzierten, nur noch median tiefer entwickelten Furchen entsprechen vorzüglich den Verhältnissen bei *Graptocarcinus. G. integrimarginatus* ist möglicherweise identisch mit *G. modestus.* In die nähere Verwandtschaft gehören *Caloxanthus (C. americanus* RATHBUN 1935, ob. Alb/Texas; *C. formosus* MILNE-EDWARDS 1864, Cenoman/Nordfrankreich; *C. perlatus* (FRITSCH 1887), Turon/Böhmen (s. S. 185) und die von dieser Gattung wohl ab-

zuleitenden Formen *Creticarcinus purleyensis* WITHERS (1928, unt. Senon/Südengland), *Carpiliopsis ornata* SEGERBERG (1900, Dan/Südskandinavien) und „*Goniocypoda*" *tessieri* REMY & TESSIER (1954, Maastricht/Senegal). Gegenüber *Graptocarcinus* ist bei *Caloxanthus* der Frontoorbitalrand wesentlich breiter und gerade abgestutzt, die Orbiten liegen weiter auseinander und es kommt durch eine starke Annäherung von Infraorbitallobus an den Supraorbitalrand zu einer ununterbrochenen Umrandung der Orbita.

Necrocarcinus glaber WOODWARD 1898, eine auf einem einzigen Carapax-Bruchstück basierende Art aus dem oberen Greensand Südenglands hat keine Ähnlichkeit mit einer der angeführten Gattungen. Nach WOODWARD's kurzer Beschreibung und der mäßigen Abbildung bestehen weitaus größere Bezüge zu den Prosoponiden. Erst vergleichende Neuuntersuchungen am Originalexemplar werden klären können, ob der Rest bei *Plagiophthalmus, Goniodromites* oder einem anderen Pithonotiden einzureihen ist.

9. Necrocarcininae-Scheren

Taf. 13, Fig. 5—6

Funde, bei denen Carapax und Scheren in ursprünglichem Zusammenhang stehen, sind sehr selten und meines Wissens nur bei *N. labeschei, N. woodwardi* und *C. vanstraeleni* gemacht worden. Wenn trotzdem eine Reihe von Arten nur auf isolierten Scheren basiert, dann aufgrund der charakteristischen Scheren-Form der beiden Arten des englischen Gault. Allen diesen Scheren ist eine gedrungene, relativ dicke Palma mit stärker gewölbter Außen- und flacher Innenseite gemeinsam. Distal gegen den Index verbreitert sie sich leicht, proximal zur Carpus-Gelenkung ist sie stark eingeschnürt. Der Index ist außergewöhnlich kurz und steht schwach nach außen ab. Der Dactylus ist etwa doppelt so groß, wesentlich stärker und legt sich annähernd quer zur Palma. Insgesamt entsprechen sie gut einer bei den rezenten Calappiden weit verbreiteten Scherenform, die neben der Funktion als Knackschere, an den Anterolateral-Frontoorbitalrand angelegt, als eine Art Schutzschild fungiert.

Den Mechanismus derartiger Knackscheren erklärte TAUBER (in PAPP, ZAPFE, BACHMAYER & TAUBER 1948); er machte vor allem *Calappa heberti* BROCCHI für Verletzungen an Scaphopoden-Schalen des Tortons des Wiener Bekkens verantwortlich. Bei Versuchen mit lebenden Individuen von 7 Arten der Gattung *Calappa* konnte SHOUP 1968 eindrucksvoll Gebrauch und Funktion der Knackschere demonstrieren. Mittels dieser, meist rechts gelegenen Knackschere brechen diese Krebse die Gastropoden-Schale vom Mundsaum her stückchenweise, und häufig schlitzartig auf, bis das Beutetier (Gastropode oder Paguride) freiliegt. Gleiche Gehäusebeschädigungen sind am Gastropoden-Material des Wiener Bekkens nicht selten; neben den von ZAPFE als Urheber genannten Paguriden dürfte vor allem wiederum *Calappa heberti* die Verletzungen verursacht haben. Aus kretazischen Schichten liegen bisher noch keine derartigen Beobachtungen vor.

Eine Zuordnung zu einer der besprochenen Gattungen wird jedoch problematisch, wenn man die so ganz anders gestalteten Scheren von *C. vanstraeleni* berücksichtigt: eine schlanke, sich distal ebenfalls verbreiternde Palma; Index und Dactylus sind gleich groß und so lang wie die Palma; beide sind gleichsinnig stärker nach außen gebogen. Eine Form, die gleichfalls bei den rezenten Calappiden vorkommt, und zwar als Zwickschere. Bereits bei den als primitivste Brachyuren angesehenen Dromiacea besteht ein auf Sexualdimorphismus beruhender Unterschied in der Ausbildung der Scheren. Die Männchen besitzen in der Regel größere Scheren. Als Zeichen einer höheren Spezialisierung stellt sich bei vielen Familien, darunter auch bei den Calappiden, eine Asymmetrie im Bau zwischen der rechten und linken Schere ein. Diese Heterochelie ist weitverbreitet; meist ist die eine als Knack-Schere, die andere als Zwickschere ausgebildet, und häufig liegt diese Knackschere rechts. An den 24 teils vorliegenden (11), teils abgebildeten kretazischen Necrocarciniden-Scheren ließ sich keine derartige Spezialisierung feststellen. Rechte (11) und linke (13) Scheren waren fast gleich stark vertreten, und zwar nicht nur bezogen auf die Gesamtzahl, sondern auch bei den zu einer Art gerechneten Einzelscheren von einem Fundpunkt. Bei den Kreide-Necrocarcininae scheint es demnach eine Heterochelie noch n i c h t gegeben zu haben. So hat das von STENZEL 1945 abgebildete Exemplar von *Cenomanocarcinus vanstraeleni* zwei gleiche Zwickscheren. Ähnlich gebaute Scheren sind aus kretazischen Schichten nicht bekannt; möglicherweise läßt sich hier die von FORIR als Dromiiden-Schere gedeutete Palma (1889: 93, Taf. 14, Fig. 7, mittl. Maastricht/Maastricht) anschließen. Alle übrigen Scheren gehören zu dem gedrungenen Typ der Knackschere.

N. woodwardi BELL 1863: 20, Taf. 5, Fig. 4, upper Greensand/Südengland

N. labeschei (DESLONGCH.), BELL 1863, Taf. 5, Fig. 5, upper Greensand/Südengland

N. avicularis FRITSCH 1887: 47, Taf. 10, Fig. 2, 10, 11, 13, Cenoman/Böhmen

N. woodwardi SCHLÜTER 1879: 608, Taf. 17, Fig. 2, Cenoman/Norddeutschland

N. franconicus LEHNER 1937: 214, Taf. 19, Fig. 21—22, unt. Turon/Süddeutschland

N. sp. SCHLÜTER 1879: 609, Taf. 17, Fig. 3, unt. Turon/Norddeutschland

N. sp. MERTIN 1941: 240, Taf. 8, Fig. 15, Santon/Norddeutschland

N. cf. *senoniensis* MERTIN 1941: 239, Taf. 8, Fig. 14, ob. Campan/Norddeutschland

N. ornatissimus FORIR 1887: 159, Taf. 7, Fig. 7, ob. Maastricht/Maastricht

N. sp. SEGERBERG 1900: 25, Taf. 3, Fig. 4, 8, Dan/Dänemark

Ganz ähnlich gebaut sind eine Reihe weiterer, unter verschiedenen Namen bekannt gemachte Scheren. Darunter verdient *G. controversa* als älteste derartige Form besondere Beachtung.

„*Gebia*“ *controversa* TRIBOLET 1874: 657, Taf. 15, Fig. 1—5, Valanginien, unt. Urgon/Westschweiz

„Gebia" münsteri ROBINEAU 1849: 137, Taf. 5, Fig. 17, Hauterive/Mittelfrankreich

„Actaea" cretacea RATHBUN 1935: 55, Taf. 9, Fig. 3, ob. Alb/Texas

Prehepatus pawpawensis RATHBUN 1935: 48, Taf. 11, Fig. 26—28, ob. Alb/Texas

Prehepatus cretaceus RATHBUN 1935: 47, Taf. 11, Fig. 29—30, ob. Alb/Texas

Cancer (?) *reversus* FRITSCH 1887: 49, Taf. 10, Fig. 3, Cenoman/Böhmen

Prehepatus dilksi ROBERTS 1962: 183, Taf. 89, Fig. 2, unt. Campan/New Jersey

Die 3 Scheren aus dem oberen Alb von Texas dürften sich sicherlich einem der Carapax-Reste *(N. texensis, Paranecrocarcinus moseleyi, Cenomanocarcinus renfroe)* aus dem oberen Alb von Texas zuordnen lassen. *Cancer reversus* FRITSCH stimmt in Form und Skulptur gut mit den etwa gleich alten Scheren von *N. labeschei* überein. Große Ähnlichkeit besitzen ferner die im oberen Maastricht von Limbourg nicht seltenen, als *Pseudomicippe granulosa* (PELSENEER 1886: 170, Abb. 6) beschriebenen Dactylus-Reste und ein gedrungener, mit kräftigen Zähnen besetzter Index aus dem Cenoman von Texas (RATHBUN 1935: 57, Taf. 13, Fig. 8, Holotypus zu *Menippe cretacea).*

Dagegen handelt es sich bei *N. perlatus* FRITSCH (1887: 47, Taf. 10, Fig. 14) aus dem Turon von Böhmen sicherlich um keine Necrocarciniden-Schere; sie gleicht in Form und Skulptur so sehr der Schere von *Caloxanthus formosus* (MILNE-EDWARDS 1864: 44, 1863, Taf. 9, Fig. 1 d, Cenoman Frankreich), daß sie besser bei dieser Gattung anzuschließen ist (s. S. 182). Im Verlauf dieser Arbeit ergab sich außerdem, daß die in meiner Revision der Erymiden 1965 als *Necrocarcinus*-Schere gedeutete Palma von *Palaeastacus cenomaniensis* HEE (1924: 132, Taf. 3, Fig. 4) identisch ist mit *Dromiopsis gigas* FORIR (1887: 162, Taf. 7, Fig. 5, Cenoman von Tournai/Belgien). Diese in der Literatur als *Dromiopsis*-Scheren angeführten Reste *(D. gigas* FORIR, *D. rugosa* bei FORIR 1887, Taf. 2, Fig. 7, Taf. 7, Fig. 6; *D. rugosa, D. elegans, D. laevior* bei SEGERBERG 1900, Taf. 1, Fig. 13, 19, Taf. 2, Fig. 2, alle aus dem Dan Südskandinaviens; *D.* sp. MERTIN 1941, Taf. 8, Fig. 3—4, Senon Norddeutschland) unterscheiden sich hauptsächlich durch einen längeren (1/3 Palma-Länge) und stärker nach außen gerichteten Index. Damit wird die Frage nach einer Zuordnung solcher isolierter Scheren noch problematischer; denn eine Reihe kretazischer Dynomeniden dürfte ähnlich gebaute Scheren besessen haben. Da bisher jedoch nur bei *Necrocarcinus* Funde im Zusammenhang mit dem Carapax vorliegen, sollen diese charakteristischen Scheren vorerst weiterhin als *Necrocarcinus*-Scheren geführt werden.

Phylogenie

Die in der Literatur unter *Necrocarcinus* beschriebenen Arten lassen sich 6 gut unterscheidbaren Gattungen zuordnen. Ihr gemeinsamer Ursprung ist bei *Cyphonotus oxythyreiforme* oder einer sehr benachbarten Form zu suchen. Mit

Protonecrocarcinus ovalis (STENZEL) und *Cyphonotus autissiodorensis* (VAN STRAELEN) sind zwei vermittelnde Arten überliefert. Während *P. ovalis* in der Gliederung der Carapax-Oberfläche alle für die Necrocarcininae typischen Regionen zeigt, stimmt er im ovalen Umriß, der Lage der Orbiten und der Zähne des Carapax-Randes weitgehend mit *Cyphonotus* überein. Umgekehrt deutet sich bei *C. autissiodorensis* mit einer ersten Anlage von Tuberkeln die Differenzierung der Oberflächen-Gliederung an. In der Ausbildung der Orbiten steht *P. ovalis* ebenfalls zwischen *Necrocarcinus* und *Cyphonotus.* Es fehlt eine Orbitalrinne; dagegen ist am Supraorbitalrand wie bei *Cyphonotus* erst die eine, die äußere Fissur entwickelt. Damit rückt eine bisher zu Unrecht stark vernachlässigte Familie stärker in das Blickfeld stammesgeschichtlicher Betrachtungen, die Dynomeniden. Nach GLAESSNER 1933 ist sie im oberen Jura bereits mit den 4 Gattungen, *Oxythyreus, Cyclothyreus, Diaulax* und *Cyphonotus* vertreten. In der Kreide kommen noch die Gattungen *Trachynotus, Graptocarcinus, Dromiopsis, Glyptodynomene, Polycnemidium, Stephanometopon, Etyus* und *Xanthosia* dazu. Die Gattung *Palaeodromites* MILNE-EDWARDS ist aufzugeben, da *P. octodentatus* MILNE-EDWARDS zu *Cyphonotus* und *P. dacicus* MÜCKE (aus dem Tithon, non Neokom!) zu *Pithonoton etalloni* (GEMMELLARO) zu stellen ist. *Oxythyreus* mit der einzigen Art *O. gibbus* (REUSS) wurde bisher nur in wenigen Exemplaren bekannt, beschränkt auf das Tithon von Mähren, Ungarn und Sizilien. Das Gleiche gilt für *Cyclothyreus* mit der Art *C. reussi* (GEMMELLARO), der bisher ebenfalls nur aus dem Tithon Mährens, Ungarns und Siziliens vorliegt. Die Arten *C. tithonium* (GEMMELLARO), *C. strambergensis* (REMEŠ) und *C. latum* (MOERICKE) sind nach GLAESSNER 1933 identisch mit *C. reussi.* Auf eine Diskussion der Gattung *Diaulax* muß verzichtet werden, da leider weder von der kretazischen Form *D. carteriana* BELL, noch von der jurassischen Vergleichsmaterial zu erhalten war. Bei dieser bisher noch nicht beschriebenen Art aus dem Tithon Niederösterreichs (s. GLAESSNER 1933) könnte es sich auch um einen der breiter gestalteten Vertreter von *Pithonoton,* etwa *P. etalloni* (GEMM.) handeln. Diese weitverbreitete Art (Sizilien, Südfrankreich, Ungarn, Ost- und Westkarpaten) ist durchaus als Stammform von *Diaulax* denkbar. In der Gliederung des Carapax herrscht eine weitgehende Übereinstimmung. Nimmt man analog der Entwicklungsreihe *Cyphonotus* — Necrocarcininae eine allmähliche Reduktion der langgestreckten Orbitalrinnen an, so kommt man zwanglos zu Verhältnissen, wie sie bei *Diaulax carteriana* mit einem geraden Frontoorbitalrand vorliegen. *Cyphonotus* ist nicht nur mit der höchsten Artenzahl, sondern auch zeitlich und regional am weitesten verbreitet. Das gilt bereits für den jurassischen *C. oxythyreiforme,* der aus dem Tithon von Sizilien, Südfrankreich, Stramberg und Ernstbrunn/Niederösterreich und aus dem Infravalendis von Salève (Haute-Savoie) bekannt wurde. Bei *C. oxythyreiforme* und der Gattung *Cyphonotus* sind die Orbitalrinnen im Vergleich zu den Pithonotiden zwar noch nicht sehr viel mehr verkürzt. Es ist jedoch eine von den Orbitalrinnen bis zum Hinterrand durchgehend scharfe Seitenkante entwickelt, die Dorsal- von ventralwärts umgeschlagener Seitenfläche trennt. Bei *Pithonoton* endet diese insgesamt unscharfer angelegte Kante, soweit sie

überhaupt vorhanden ist, stets spätestens an der Branchiocardiacalfurche. Die ventral gelegene Seitenfläche wird durch die Pleuralnaht in eine obere und untere Hälfte geteilt; der untere (= innere) Teil ist nur in seltenen Fällen erhalten, d. h. bei den meisten Resten handelt es sich um Exuvien, deren Panzer zur besseren Bewerkstelligung des Häutungsvorganges an der Pleuralnaht aufriß. Die obere Hälfte verjüngt sich rasch nach hinten und tritt hinter der Branchiocardiacalfurche nur noch als schmaler Saum in Erscheinung, entsprechend dem Verlauf der Pleuralnaht bei rezenten Formen, wo sie an der Basis des 5. Pereiopoden beginnt. Diese obere Hälfte wird durch Cervical- und Branchiocardiacalfurche gegliedert. Die Cervicalfurche quert sie gradlinig in nahezu senkrechtem Verlauf und vereinigt sich mit der annähernd parallel zur Pleuralnaht liegenden Branchiocardiacalfurche (Abb. 9).

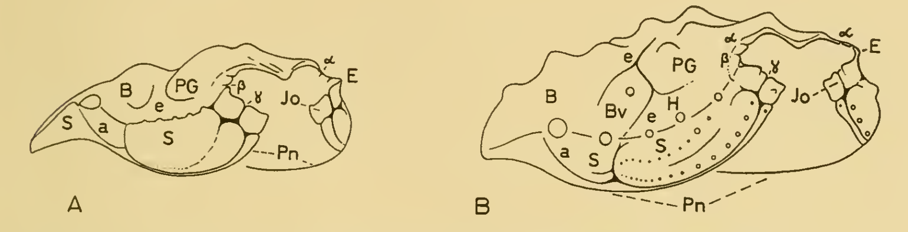


Abb. 9: Seitenansicht und Gliederung der ventral umgeschlagenen Seitenfläche.
A *Paranecrocarcinus hexagonalis* van Straelen 1936
B *Necrocarcinus labeschei* (Deslongchamps 1835)
PG Protogastricalregion; *B* Branchialregion; *Bv* vordere Branchialregion; *H* Hepaticalregion; *S* Seitenfläche; *Jo* Infraorbitallobus; *E* Epiorbitaldorn; *Pn* Pleuralnaht; α β γ Fissuren des Orbitalrandes; *e* Cervicalfurche; *a* Branchiocardiacalfurche.

Die gleichen Verhältnisse konnten an dem vorliegenden Material von *Paranecrocarcinus, Necrocarcinus, Orithopsis, Etyus* und *Xanthosia fischeri* festgestellt werden, außerdem an der Abbildung von *P. ovalis.* Bei *Necrocarcinus* ist die ursprünglich scharfe Seitenkante sekundär wieder etwas abgerundet. Gegenüber der Mehrzahl der rezenten Calappiden, aber in Übereinstimmung mit *Cyphonotus* und den Pithonotiden setzen sich bei allen Necrocarcininae Cervical- und Branchiocardiacalfurche auf der umgeschlagenen Seitenfläche fort. In der Ausbildung der Orbita herrschen den rezenten Calappidae entsprechende Verhältnisse. Der Rand ist ein nur von 3 Kerben unterbrochenes Halboval, das median, wo sich die Antennen anschlossen, offen ist. 2 Kerben (α und β) gliedern das Außendrittel des Supraorbitalrandes, die dritte (γ) liegt etwa in der Mitte des Infraorbitallobus. Gegenüber *Cyphonotus* kam es extern zum Verlust der Orbitalrinne; median erfolgte gleichzeitig eine Reduktion der zur Orbitalrinne eingebuchteten Carapaxwand, so daß die Orbita den Platz des medianen Teils der ursprünglichen Orbitalrinne einnimmt. Ventral erfolgte die Ausbildung eines kräftigen Vorsprungs der Seitenfläche, des Infraorbitallobus. Die gleiche Tendenz einer

Verkürzung der Orbitalrinne zeigt das vorliegende Material der Entwicklungsreihe *Pithonoton richardsoni* — *P. grande* — *Dromiopsis*. Hier ist bereits im Bajocien bei *P. richardsoni* eine Zweiteilung der Orbitalrinne angedeutet, die wie bei *Dromiopsis rugosa* in der Oberkreide und noch deutlicher bei *D. elegans* besonders dorsal als schwacher Wulst halbkreisförmig die Orbitalrinne in einen äußeren und einen kleineren inneren Teil gliedert. Eine Diskussion der Orbita-Entwicklung im einzelnen ginge über den Rahmen dieser Arbeit hinaus, und soll in einer gesonderten Studie behandelt werden.

Wie bereits betont, nimmt die Gattung *Cyphonotus* in der Entwicklung der Brachyuren im Gegensatz zu den bisherigen Ansichten eine wichtige Stellung ein. Von einem konservativen Stamm *C. oxythyreiforme* — *C. incertus* zweigen im untersten Neokom die Necrocarcininae ab. Verbindende Zwischenglieder sind *C. autissiodorensis* aus dem Hauterive und eine *P. ovalis* ähnliche, bisher im Neokom noch nicht bekannt gewordene Form. Bereits vor Erreichen des *ovalis*-Stadium spaltete sich *Glyptodynomene* VAN STRAELEN ab. Andererseits lassen sich vom *Cyphonotus*-Stamm die Gattungen mit einer zunehmend reduzierten Gliederung des Carapax ableiten. Einmal *Graptocarcinus* unter Beibehaltung des Umriß und infolge des Verlustes der Orbitalrinnen mit stark genäherten Orbiten, getrennt durch das für *Cyphonotus* charakteristische breite, median leicht geteilte und tief herabgezogene Rostrum. Zum anderen mit größeren Änderungen in der Gestaltung des Frontoorbitalrandes und nahezu allseitig geschlossenen Orbiten *Caloxanthus* und der sehr ähnliche *Carpiliopsis*, und *Creticarcinus*. Problematisch ist die Stellung eines von WRIGHT 1945 als *Calappa cranium* beschriebenen kleinen Carapax aus dem unteren Cenoman Südenglands. Die kurze Beschreibung und die Abbildung sind für eine Diskussion nicht ausreichend; möglicherweise gestattet jedoch das Original bei einem direkten Vergleich weitere Aussagen[2]).

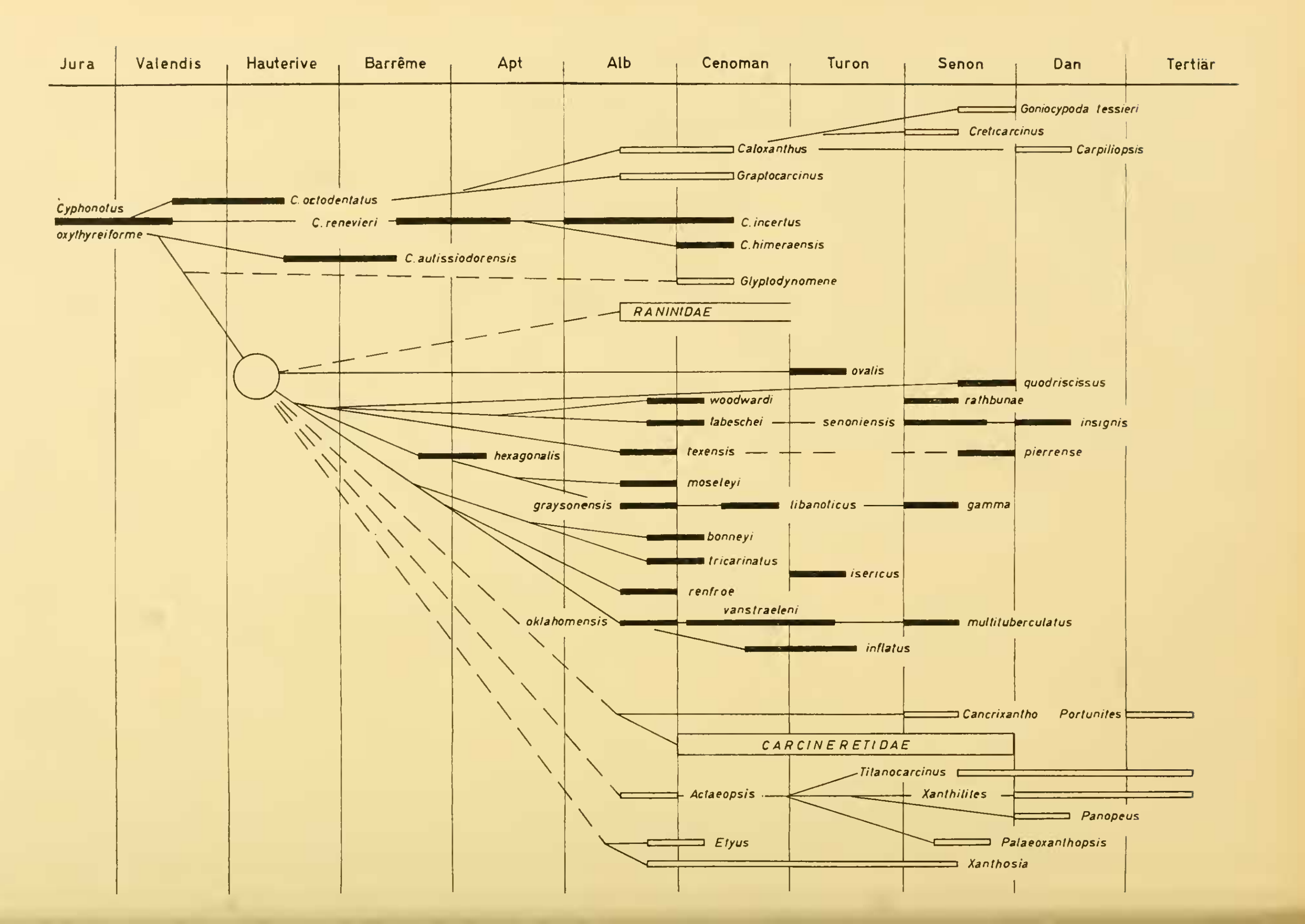
Bei den Necrocarcininae verlief die weitere Entwicklung der einzelnen Gattungen mehr oder minder getrennt. *Paranecrocarcinus* behielt die ovale Grundgestalt am längsten bei. Bei *Necrocarcinus* bleiben die einzelnen Regionen mit groben Einzelhöckern besetzt, nur *N. texensis* zeigt den Ansatz einer Längscrista auf der Metabranchialregion. Hier dürfte der Ursprung von *P. quadriscissus* und von *Thelecarcinus gümbeli* BÖHM zu suchen sein. Bei *Thelecarcinus* kommt es durch die Anlage zweier zusätzlicher, submedianer, kräftiger Tuberkel auf der vorderen Urogastricalregion zu einer größeren Betonung dieser Region. Meso/Urogastricalregion hängen infolge einer stärkeren medianen Reduktion der Cervicalfurche zusammen. Auf der äußeren Epibranchialregion liegt äquivalent zum Querwulst bei *Orithopsis* und *Cenomanocarcinus* und in der gleichen Position wie die Tuberkel-Gruppe bei *P. quadriscissus* ein kräftiger Höcker; insgesamt entspricht die Anordnung der Höcker der Lage der Tuberkel-Gruppen bei *P. quadriscissus*. In die Nachbarschaft gehört möglicherweise auch *Lissopsis transiens*

[2]) Nach freundlicher Mitteilung von Dr. C. W. WRIGHT handelt es sich bei *Calappa cranium* WRIGHT um die Abdomina weiblicher Individuen, die bisher noch keiner der 15 Brachyuren-Arten des gleichen Fundpunktes zugeordnet werden konnten.

Fritsch aus dem Turon Böhmens. Die beiden Höcker der vorderen Branchialregion und der äußeren Epibranchialregion sind bei dieser Art zu einem lateralen Längsbuckel verschmolzen. Vom oberkretazischen *N. insignis* stammen *Campylostoma* und *Camarocarcinus* ab.

Auf die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Necrocarcininae und den Raniniden ist in der Literatur genügend hingewiesen worden. In der Gliederung und der Skulptur besonders der vorderen Carapaxhälfte bestehen zwischen *Necrocarcinus labeschei* und *Notopocorystes normani* Bell weitgehende Übereinstimmungen. Eine zunehmende Verbreiterung des Carapax mit einer Ausbildung von Seitendornen und Cristae erfolgte bei *Orithopsis* und *Cenomanocarcinus*, zwischen denen *C. renfroe* vermittelnd steht. Hier dürften in einem frühen Stadium nicht nur die extrem verbreiterten, einander sehr nahestehenden Gattungen *Xanthosia* und *Etyus* abgezweigt sein, sondern auch der Ursprung von Xanthiden und Portuniden zu suchen sein. Besonders in der Gestalt und Gliederung der ventral umgeschlagenen Seitenfläche und deren als Infraorbitallobus angelegten vorderen Vorsprung bestehen weitgehende Übereinstimmungen mit den Necrocarcininae. Über den leider zu fragmentären *Actaeopsis* Carter[3]) läßt sich mit *Xanthilites*, den beiden einander sehr benachbarten Gattungen *Palaeoxanthopsis* Beurlen 1958 und *Panopeus* (Segerberg 1900) und dem stärker differenzierten *Titanocarcinus* eine Entwicklungsreihe zu den tertiären Xanthiden verfolgen. An eine *Xanthilites* ähnliche Form können die Dakoticancridae angeschlossen werden. Nach dem vorzüglich erhaltenen, von Kesling 1957 beschriebenen Exemplar gehört *Avitelmessus grapsoides* Rathbun in die nächste Verwandtschaft von *Dakoticancer overana* Rathbun, wenn er nicht überhaupt identisch damit ist. Merkwürdigerweise fielen keinem der Autoren die großen Übereinstimmungen dieser charakteristisch gegliederten Gattungen auf, die zudem aus dem gleichen Vorkommen stammen. Eine zweite Reihe führt über *Cancrixantho* van Straelen 1934 — der in der Skulptur deutliche Verbindungen zu *O. tricarinatus* und *Paranecrocarcinus* zeigt — zu *Portunites* und den Portuniden. Von einer *Cancrixantho* ähnlichen Form, bei dem eine Quergliederung bereits angedeutet ist, ist wahrscheinlich die Familie der Carcineretidae abzuleiten, in der Beurlen 1958 die drei Gattungen *Carcineretes*, *Ophthalmoplax* und *Woodbinax* zusammenfaßte. Möglicherweise gehört hierher auch *Archaeopus rathbunae* Beurlen 1965 aus dem Alb Brasiliens. Die schematische Zeichnung und die Beschreibung sind für eine Zuordnung dieses interessanten Restes nicht ausreichend. *Xanthosia*, *Titanocarcinus*, *Thelecarcinus*, *Xanthilites*, *Palaeoxanthopsis*, *Panopeus* und die *Carcineretidae* weisen in der Ausbildung der Orbita neben den beiden für die Necrocarcininae typischen Fissuren des Supraorbitalrandes weitere Übereinstimmungen auf. Ein detaillierter Vergleich alles bisher bekannt gewordenen Materials dürfte zweifellos eine Klärung der Beziehungen der einzelnen Gattungen zueinander und damit eine Erweiterung der Kenntnis der Stammesgeschichte der

[3]) Nach einer brieflichen Mitteilung von Dr. C. W. Wright stammt der Rest wahrscheinlich gar nicht aus dem Greensand, sondern aus dem bayerischen Alttertiär.


Jura
Valendis
Hauterive
Barrême
Apt
Alb
Cenoman
Turon
Senon
Dan
Tertiär
Goniocypoda tessieri
Creticarcinus
Caloxanthus
Carpiliopsis
Graptocarcinus
C. octodentatus
Cyphonotus
C. renevieri
C. incertus
oxythyreiforme
C. himeraensis
C. autissiodorensis
Glyptodynomene
RANINIDAE
ovalis
quadriscissus
woodwardi
rathbunae
labeschei
senoniensis
insignis
texensis
pierrense
hexagonalis
moseleyi
graysonensis
libanoticus
gamma
bonneyi
tricarinatus
isericus
renfroe
vanstraeleni
oklahomensis
multituberculatus
inflatus
Cancrixantho
Portunites
CARCINERETIDAE
Titanocarcinus
Actaeopsis
Xanthilites
Panopeus
Etyus
Palaeoxanthopsis
Xanthosia

Stratigraphische Verteilung

E Europa
A Nordamerika
O Kleinasien
F Afrika

	Valendis	Hauterive	Barrême	Apt	Alb	Cenoman	Turon	Senon	Dan
Necrocarcinus									
texensis					A				
labeschei					E	E			
woodwardi					E	E			
senoniensis								E	
rathbunae								A	
pierrense								A	
insignis									E
Paranecrocarcinus									
hexagonalis				E					
graysonensis					A				
moseleyi					A				
libanoticus						O			
gamma								A	
Cenomanocarcinus									
oklahomensis					A				
armatus					A				
renfroe					A				
inflatus						E	E		
vanstraeleni						A	A		
cf. *vanstraeleni*						O			
multituberculatus								F	
Orithopsis									
tricarinatus					E	E			
isericus							E		
Protonecrocarcinus ovalis							A		
Pseudonecrocarcinus quadriscissus								E	
Necrocarcininae — Scheren									
„*Gebia*“ *controversa*	E	E	E						
„*Gebia*“ *münsteri*		E							
„*Actaea*“ *cretacea*					A				
Prehepatus pawpawensis					A				
Prehepatus cretaceus					A				
Necrocarcinus woodwardi					E	E			
Necrocarcinus labeschei					E	E			
N. avicularis						E			
N. sp. SCHLÜTER						E			
„*Cancer*“ *reversus*						E			
„*Menippe*“ *cretacea*						E			
N. sp. SCHLÜTER							E		
N. franconicus							E		
N. sp. MERTIN								E	
Prehepatus dilksi								A	
N. cf. *senoniensis*								E	
N. ornatissimus								E	
„*Pseudomicippe*“ *granulosa*								E	
N. sp. SEGERBERG									E

Brachyuren bringen. Dazu wäre ein direkter Vergleich des Original-Materials erforderlich. Nach den bisherigen Erfahrungen bei Neubearbeitungen von Dekapoden sind Beschreibungen und Abbildungen besonders in älteren Arbeiten für Untersuchungsmethoden nach modernen Gesichtspunkten nicht ausreichend und führten immer wieder zu falschen Interpretationen. Der vorliegende kurze stammesgeschichtliche Überblick ist als Anregung und Ansatz zu weiteren Detailarbeiten an den für die Stammesgeschichte der Brachyuren so interessanten Resten der Kreide gedacht.

Literaturverzeichnis

Bell, T., 1858/63: A Monograph of the fossil malacostracous Crustacea of Great Britain. I. Crustacea of the London Clay. — 44 S., 11 Taf. II. Crustacea of the Gault and Greensand. — 40 S., 11 Taf., Mem. Palaeont. Soc. London

Beurlen, K., 1928: Die fossilen Dromiaceen und ihre Stammesgeschichte. — Paläont. Z. **10**, S. 144—183, Abb. 1—7, Berlin.

Beurlen, K., 1930: Vergleichende Stammesgeschichte. Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. — Fortschr. Geol. Palaeont., **8**, S. 317—586, 82 Abb., Berlin

Beurlen, K., 1932: Brachyurenreste aus dem Lias von Bornholm mit Beiträgen zur Phylogenie und Systematik der Brachyuren Decapoden. — Paläont. Z., **14**, S. 52—66, 2 Abb., Berlin

Beurlen, K., 1933: Zur Entfaltung der Brachyuren und zu der Frage der explosiven Formenbildung überhaupt. — Cbl. Miner. Geol. Paläont., Abt. B., S. 473—479, Stuttgart

Beurlen, K., 1958: Dois Crustáceos do Cretáceo superior de Nordeste do Brasil (Decapoda Brachyura). — Bol. Mus. Nacional, N. S. Geol., Nr. **26**, S. 1—23, Taf. 1—3, 4 Abb., Rio de Janeiro

Beurlen, K., 1965: Crustáceos Decápodes na Formacao Richuelo (Cretáceo — Sergipe). — Anais Acad. Brasileira Ciênc., **37**, S. 268—272, 4 Abb., Rio de Janeiro

Böhm, J., 1891: Die Kreidebildungen des Fürbergs und Sulzbergs bei Siegsdorf in Oberbayern. — Palaeontographica **38**, S. 1—106, Taf. 1—5, Stuttgart

Carter, J., 1872: On *Orithopsis Bonneyi*, a new fossil Crustacean. — Geol. Mag. **9**, S. 529—532, Taf. 13, Fig. 1, London

Carter, J., 1898: A Contribution to the Palaeontology of the decapod Crustacea of England. — Quart. J. Geol. Soc. **54**, S. 15—44, Taf. 1—2, London

Checchia-Rispoli, G., 1917: *Distefania*, nuovo genere di Brachiuri del Cenomaniano della Sicilia. — Boll. Soc. Zool. Ital., (ser. 3), **3**, S. 173—186, Taf. 1—2, Rom

Dames, W., 1886: Ueber einige Crustaceen aus den Kreideablagerungen des Libanon. — Z. deutsch. Geol. Ges. **38**, S. 551—575, Taf. 13—15, Berlin

Forir, H., 1887: Contributions a l'étude du système crétacé de la Belgique I. Sur quelques poissons et crustacés nouveaux ou peu connus. — Ann. Soc. Géol. Belgique, **14**, S. 25—56, Taf. 1—2, Liége. II. Etudes complémentaires sur les crustacés. — ebenda, S. 155—175, Taf. 7. III. Bibliographie et tableau des Thoracostracés Crétacés décrits jusqu'a ce jour. — Ann. Soc. Géol. Belgique, **14**, S. 177—195, Liége.

Forir, H., 1889: IV. Troisième note sur des poissons et crustacés nouveaux ou peu connus. — Ann. Soc. Géol. Belg., **16**, S. 445—460, Taf. 14, Liége.

Fritsch, A. & Kafka, J., 1887: Die Crustaceen der böhmischen Kreideformation. — 53 S., 10 Taf., 72 Abb., Prag

Gemmellaro, G., 1870: Studi paleontologici sulla fauna del calcare a Terebratula janitor del Nord di Sicilia. — I. S. 11—18, Taf. 2—3, Palermo

Glaessner, M. F., 1929: Dekapodenstudien. — N. Jb. Miner. Geol. B. B. **63**, Abt. B., S. 137—176, Taf. 6—10, 1 Abb., Stuttgart

GLAESSNER, M. F., 1932: Neue Krebsreste aus der Kreide. 2. Teil. — Jb. preuß. Geol. Landesanst., 53, S. 577—586, Taf. 28, 4 Abb., Berlin

GLAESSNER, M. F., 1933: Die Krabben der Juraformation. — Zbl. Miner. Geol. Paläont., Abt. B., S. 178—191, 4 Abb., Stuttgart

GLAESSNER, M. F., 1946: Cretaceous Crustacea from Mount Lebanon, Syria. — Ann. Mag. Natur. Hist., 12, S. 694—707, Taf. 8, 4 Abb., London

GLAESSNER, M. F., 1960: The Fossil Decapod Crustacea of New Zealand and the Evolution of the Order Decapoda. — New Zealand Geol. Surv., Paleont. Bull., 31, 63 S., 7 Taf., 24 Abb., Wellington

HÉE, A., 1924: Catalogue critique des Crustacés jurassiques du Calvados et de l'Orne. — Bull. Soc. Linn. Normandie, (sér. 7) 6, S. 126—157, Taf. 3—6, Caen

HOLLAND, F. D. & CVANCARA, A. M., 1958: Crabs from the Cannonball Formation (Paleocene) of North Dakota. — J. Paleont., 32, S. 495—505, Taf. 74, 3 Abb., Tulsa.

JOLEAUD, L. & HSU, T. Y., 1935: Crustacés décapodes du Crétacé de Tanout (Damergon, Niger francais). — Arch. Mus. Nat. Hist. Natur., (sér. 6) 13, S. 99—110, 11 Abb., Paris

KESLING, R. V. & REIMANN, I. G., 1957: An upper cretaceous crab, *Avitelmessus grapsoideus* RATHBUN. — Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan, 14, S. 1—15, Taf. 1—4, Ann Arbor

LEHNER, L., 1937: Fauna und Flora der Fränkischen Albüberdeckenden Kreide. II. Fauna 2. Teil und Flora. — Palaeontographica A. 87, S. 158—230, Taf. 16—19, 3 Abb., Stuttgart

MERTIN, H., 1941: Decapode Krebse aus dem subhercynen und Braunschweiger Emscher und Untersenon sowie Bemerkungen über einige verwandte Formen in der Oberkreide. — Nova Acta Leopoldina N. F. 10, S. 149—264, Taf. 1—8, 30 Abb., Halle

MILNE-EDWARDS, A., 1863/64: Monographie des Crustacés de la famille des Cancériens. — Ann. Sci. Natur. Zool., (sér. 4) 20, S. 273—324, Taf. 5—12; sér. 4, 1, S. 31—88, Taf. 3—9, Paris

MILNE-EDWARDS, A., 1865: Note sur deux nouveaux Crustacés fossiles du terrain néocomien du département de l'Yonne. — Bull. Soc. Sci. Hist. Natur. Yonne, 19, S. 341—347, Taf. 5, Auxerre

MÜCKE, K., 1915: Beitrag zur Kenntnis des Karpathensandsteins im siebenbürgischen Erzgebirge. — Verh. Geol. Reichsanst., S. 154—162, 3 Abb., Wien

NOETLING, F., 1881: Ueber einige Brachyuren aus dem Senon von Maestricht und dem Tertiär Norddeutschlands. — Z. deutsch. Geol. Ges., 33, S. 357—371, Taf. 20, Berlin

PAPP, A., ZAPFE, H., BACHMAYER, F. & TAUBER, A. F., 1947: Lebensspuren mariner Krebse. — Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, 155, S. 281—317, 11 Abb., Wien

PATRULIUS, D., 1959: Contributions à la systématique des Décapodes Néojurassiques. — Revue Géol. Geogr., Acad. Republ. pop. Roumaine, 3, S. 249—257, 4 Abb., Bukarest

PATRULIUS, D., 1966: Les Décapodes du Tithonique inférieur de Woźniki (Carpates Polonaises Occidentales). — Roczn. Polsk. Tow. Geol., 36, S. 495—517, Taf. 30—31, 5 Abb., Krakau.

PELSENEER, P., 1886: Notice sur les Crustacés décapodes du Maestrichtien du Limbourg. — Bull. Mus. roy. Hist. Natur. Belgique, 4, S. 161—175, 7 Abb., Brüssel

RATHBUN, M. J., 1917: New Species of South Dakota Cretaceous Crabs. — Proc. U. S. Nat. Mus., 52, S. 385—391, Taf. 32, Washington

RATHBUN, M. J., 1923: Decapod Crustacea from the upper Cretaceous of North Carolina. — North Carolina Geol. Econ. Surv., 5, S. 403—408, Taf. 101—102

RATHBUN, M. J., 1935: Fossil Crustacea of the Atlantic and Gulf Coastal Plain. — Geol. Soc. Amer., Spec. Paper, 2, 160 S., 26 Taf., 2 Abb., New York

REMEŠ, M., 1895: Beiträge zur Kenntnis der Crustaceen der Stramberger Schichten. — Bull. Intern. Acad. Sci. Bohème, 2, S. 200—204, Taf. 1—3, Prag

Remy, J. M. & Avnimelech, M., 1955: *Eryon yehoachi* nov. sp. et *Cenomanocarcinus* cf. *vanstraeleni* Stenzel, Crustacés décapodes du Crétacé supérieur de l'état d'Israel. — Bull. Soc. Géol. France (6), 5, S. 311—314, Taf. 19 a, Paris

Reuss, A., 1859: Zur Kenntniss fossiler Krabben. — Denkschr. k. Acad. Wiss. Wien, 17, 90 S., 24 Taf., Wien

Roberts, H. B., 1962: The Upper Cretaceous Crustaceans of New Jersey and Delaware. — in H. G. Richards: The Cretaceous fossils of New Jersey. — New Jersey Geol. Surv., 61, S. 163—191, Taf. 80—89, 4 Abb., Trenton

Robineau-Desvoidy, J. B., 1849: Mémoire sur les Crustacés du terrain néocomien de St. Sauveur-en-Puisaye. — Ann. Soc. Entom France, (sér. 2) 7, S. 95—141, Taf. 4—5, Paris

Roemer, F. A., 1887: *Graptocarcinus Texanus,* ein Brachyure aus der oberen Kreide von Texas. — N. Jb. Miner., 1, S. 173—176, 1 Abb., Stuttgart

Roger, J., 1946: Les invertébrés des couches a poissons du Crétacé supérieur du Liban. Étude paléobiologique des gisements. — Mém. Soc. Géol. France, N. S. 23, 92 S., 10 Taf., 53 Abb., Paris

Schlüter, C., 1879: Neue und weniger gekannte Kreide- und Tertiärkrebse des nördlichen Deutschlands. — Z. deutsch. Geol. Ges., 31, S. 586—615, Taf. 13—18, Berlin

Segerberg, K. O., 1900: De Anomura och Brachyura Dekapoderna inom Skandinaviens Yngre Krita. — Geol. Fören. Stockholm Förhandl., 22, S. 347—390, Taf. 7—9, Stockholm

Shoup, J. B., 1968: Shell Opening by Crabs of the Genus *Calappa.* — Science, 160, Nr. 3830, S. 887—888, 3 Abb., Washington

Stenzel, H. B., 1944: A new Cretaceous crab, *Graptocarcinus muiri,* from Mexico. — J. Paleont., 18, S. 550—552, Taf. 93, Fig. 1—5, Tulsa

Stenzel, H. B., 1945: Decapod Crustaceans from the Cretaceous of Texas. — in: Contribution to Geology. — Univ. Texas Publ. 4401, S. 401—476, Taf. 34—45, 16 Abb., Austin

Stenzel, J. B., 1952: Decapod Crustaceans from the Woodbine formation of Texas. — U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 242, S. 212—217, Taf. 59, Abb. 6—8, Washington

Stoliczka, F., 1873: Cretaceous Fauna of Southern India. — Mem. Geol. Surv. India, Palaeont. Indica, (ser. 8) 4, S. 65, Taf. 13, Fig. 13—14. Calcutta.

van Straelen, V., 1934: Contribution à l'étude des Crustacés décapodes fossiles de la Catalogne. — Géologie des Pays Catalans, 3, Nr. 25, Géol. Mediterranée Occidentale, 6 S., 1 Taf., Barcelona

van Straelen, V., 1936: Crustacés Décapodes nouveaux ou peu connus de l'Époque Crétacique. — Bull. Mus. roy. Hist. Natur. Belg., 12, Nr. 45, S. 1—50, Taf. 1—4, 2 Abb., Brüssel

van Straelen, V., 1940: Crustacés Décapodes nouveaux du Crétacique de la Navarre. — Bull. Mus. roy. Hist. Natur. Belg., 16, (Nr. 4), S. 1—5, Taf. 1, Brüssel

van Straelen, V., 1944: Anomoure et Brachyures du Cénomanien de la Navarre. — Bull. Mus. roy. Hist. Natur. Belg., 20, (Nr. 25), S. 1—12, Taf. 1, Brüssel

Tribolet, M., 1874: Sur une nouvelle espèce de crustacé décapode macroure *(Gebia controversa)* des terrains valangien et urgonien de Sainte-Croix. — Bull. Soc. Vaud. Sci. Natur., 13, S. 657—660, Taf. 15, Neuchâtel

Tribolet, M., 1876: Description de quelques espèces de crustacés décapodes du Valanginien, Néocomien et Urgonien de la Haute-Marne, du Jura et des Alpes. — Bull. Soc. Sci. Natur. Neuchâtel, 10, S, 294—303, Taf. 1, Neuchâtel

Withers, T., 1928: New Cretaceous Crabs from England and Syria. — Ann. Mag. Natur. Hist., (ser. 10) 2, S. 457—461, Taf. 13, London

Withers, T., 1932: A Liassic Crab and the Origin of the Brachyura. — Ann. Mag. Natur. Hist., (ser. 10) 9, S. 313—323, Taf. 9—10, London

Withers, T., 1951: Some Jurassic and Cretaceous Crabs (Prosoponidae). — Bull. British. Mus. (Natur. Hist.), Geology, **1**, S. 171—192, Taf. 15—17, 14 Abb., London

Wright, C. W. & Wright, E. V., 1945: Notes on Some Cretaceous Fossils. — Geol. Mag., 82, S. 126—129, Taf. 5, London

Wright, C. W. & Wright, E. V., 1950: Some Dromiacean Crabs from the English Cretaceous. — Proc. Geol. Association, **61**, S. 13—27, Taf. 1, 13 Abb., London

Tafelerklärung

Tafel 13

Fig. 1: *Paranecrocarcinus libanoticus* n. sp., aus dem Cenoman (Fischschichten) von Hadjoula/Libanon; X 3,9; Holotypus; (Slg. München, Inv. Nr. 1967 I 333).

Fig. 2: *Paranecrocarcinus hexagonalis* van Straelen 1936; Neokom, Migraine bei Auxerre/Yonne; X 5, Holotypus van Straelen 1936; Taf. 4, Fig. 6—7 (Slg. Mus. Hist. Natur. Genf).

Fig. 3: *Pseudonecrocarcinus quadriscissus* (Noetling 1881); mittl. Maastricht, Maastricht; X 3,4, Holotypus Noetling 1881, Taf. 20, Fig. 4; (Slg. Geol. Paläont. Mus. Berlin k 118).

Fig. 4: *Necrocarcinus senoniensis* Schlüter 1868; ob. Campan, Lemförde/Norddeutschland; X 1,7; Holotypus Schlüter 1868, Taf. 44, Fig. 3; (Slg. Univ. Bonn); Carapax auf der linken Seite zerstört.

Fig. 5: Necrocarcininae-Schere; Valanginien, Chalet du Marais/Auberson; X 2,2; Holotypus „*Gebia*“ *controversa* Tribolet 1874, Taf. 15, Fig. 1—2 (Slg. Geol. Mus. Lausanne) rechte Schere, Außenseite.

Fig. 6: Necrocarcininae-Schere; Unterturon, Bochum; X 1,5, Orig. zu Schlüter 1879, Taf. 17, Fig. 3 (Slg. Univ. Bonn); rechte Schere, Innenseite.

Fig. 7: *Necrocarcinus labeschei* (Deslongchamps 1835); ob. Alb (upper Greensand), Cambridge; X 2,5; (Slg. Geol. Paläont. Mus. Berlin).

Fig. 8: *Necrocarcinus labeschei* (Deslongchamps 1835); Cenoman (craie chloritée), Dives/Calvados X 2,3; (Slg. Geol. Paläont. Mus. Berlin).